

Juravenator starki (Reptilia, Theropoda), ein neuer Raubdinosaurier aus dem Oberjura der Südlichen Frankenalb (Süddeutschland): Skelettanatomie und Weichteilbefunde

Juravenator starki (Reptilia), a new theropod dinosaur from the Upper Jurassic
of the Southern Franconian Alb (Southern Germany):
skeletal anatomy and soft tissue

Zusammenfassung

Der 1998 bei Schamhaupten gefundene und danach über mehrere Jahre präparierte kleine oberjurassische Raubsaurier *Juravenator starki* wird beschrieben und fotografisch dokumentiert. Neben einer anatomischen Beschreibung des gesamten Skelettes, unter Angabe der wichtigsten metrischen Daten, werden vor allem die osteologischen Unterschiede zu *Compsognathus* beleuchtet, der bis zur Entdeckung von *Juravenator* der einzige Theropode aus dem Oberjura der Südlichen Frankenalb war. Es werden kurz *Juravenators* systematische Stellung und seine Verwandtschaftsverhältnisse zu anderen Raubsauriern diskutiert und Einblicke in seine Lebensweise und -umstände und die Einbettung des Fossils gegeben. Aktuellste Weichteiluntersuchungen des Fossils unter UV-Licht werden vorgestellt und interpretiert.

Abstract

We present an anatomical description, photographic documentation, basic metrical data, and osteological comparisons of the small-sized theropod dinosaur *Juravenator starki* from the Upper Jurassic of the Franconian Alb. Although discovered in 1998, the exquisite skeleton of this dinosaur, the second known theropod from the Franconian Alb after the famed *Compsognathus*, remained under preparation for several years. The systematic position of *Juravenator*, its relationship to other theropods, and its environmental and taphonomical contexts are also briefly discussed. The most recent investigations of the soft tissue of the fossil under UV light are presented and interpreted.

1. Einleitung

Der kleine Raubdinosaurier *Juravenator starki* aus den Kieselplattenkalken von Schamhaupten – auch bekannt unter seinem Spitznamen »Borsti« – ist die neue Attraktion im Jura-Museum Eichstätt (Taf. 1, 2). Seit seiner offiziellen Vorstellung am 16. März 2006 im Fachjournal »Nature« (GÖHLICH & CHIAPPE 2006), ist dieser Dinosaurierfund weit über die Grenzen Deutschlands hinaus bekannt und begeistert weltweit in gleichem Maße Paläontologen wie Medien.

Seine exquisite Erhaltung macht *Juravenator* zum am besten erhaltenen Theropoden Europas. Dass es sich darüber hinaus auch im wahrsten Sinne des Wortes um einen Jahrhundertfund handelt, belegt die Tatsache, dass der bis dahin letzte und auch einzige Fund eines weitgehend

vollständigen Theropoden-Skeletts in Deutschland, nämlich *Compsognathus longipes*, etwa 150 Jahre zurück liegt.

Das gemeinsame Herkunftsgebiet, das nur wenig unterschiedliche geologische Alter, die Kleinwüchsigkeit beider Individuen und ein insgesamt ähnliches Aussehen der Skelette legten anfangs den Verdacht nahe, dass es sich hierbei um ein und dieselbe Art handeln könnte. Wie im Folgenden gezeigt werden wird, hat sich diese erste Vermutung nicht bestätigt, wohl aber die Vorstellung, dass es sich um nahe Verwandte handelt.

2. Vor *Juravenator*:

***Compsognathus*, der erste Dinosaurierfund aus Plattenkalken der Südlichen Frankenalb**

Compsognathus longipes (Taf. 3) wurde bereits Mitte des 19. Jahrhunderts in den Oberjura-Plattenkalken der Südlichen Frankenalb gefunden. Das Fossil aus der Sammlung des Gerichtsarztes Dr. OBERNDORFER in Kelheim wurde 1861 vom Konservator der paläontologischen Sammlung in München, Dr. ANDREAS WAGNER, beschrieben (WAGNER 1861) und war wahrscheinlich schon einige Jahre vorher in die Kelheimer Privatsammlung gekommen. Fundjahr und genaue Fundstelle sind nicht bekannt. OSTROM (1978) vermutet, dass OBERNDORFER die Funddaten bewusst vor anderen Sammelkonkurrenten geheim gehalten hatte. Nach MÄUSER (1983) weisen lithologische Merkmale der Fossilplatte auf den Steinbruch von Jachenhausen bei Riedenburg hin (Solnhofen Formation, Weißjura ζ 2b, unterstes Untertithonium). Zusammen mit anderen bedeutenden Plattenkalk-Fossilfunden der östlichen Altmühlalb aus der Kelheimer Region gelangte der Fund 1866 mit der Übernahme der Oberndorfer-Sammlung in die Paläontologische Sammlung in München. Neben den zwar z.T. etwas disartikulierten aber stellenweise vorzüglich erhaltenen Skelettelementen besonders bemerkenswert ist der in der Bauchhöhle von *Compsognathus* überlieferte fossile Mageninhalt, welcher aus den Resten einer kleinen Eidechse (*Bavarisaurus macrodactylus*) besteht (Taf. 3, Fig. 1). Ausführliche osteologische Beschreibungen dieses Theropoden und seiner Beute finden sich bei OSTROM (1978), EVANS (1994) und WELLNHOFER (1996).

Während also *Compsognathus longipes* vermutlich aus dem Solnhofener Plattenkalk von Jachenhausen stammt, kommt *Juravenator* aus den Kieselplattenkalken von Schamhaupten (in einer Entfernung von etwa 13 km Luftlinie südwestlich von Jachenhausen gelegen). Der Fundhorizont von *Juravenator* weist somit ein geringfügig höheres stratigraphisches Alter auf (Weißjura ε, oberstes Kimmeridgium; siehe unten). Der absolute zeitliche Unterschied dürfte zwischen 500 000 und 1 Million Jahren liegen (frdl. mündl. Mitteilung Dr. G. VIOHL).

3. *Juravenator starki* aus dem Oberkimmeridgium von Schamhaupten

3.1 Fundgeschichte und Präparation

Das außergewöhnliche Fossil war im Rahmen einer wissenschaftlichen Grabung gefunden worden, die vom Jura-Museum Eichstätt, damals noch unter der Leitung von Dr. GÜNTHER VIOHL, in einem Steinbruch bei Schamhaupten (Schambachtal, Landkreis Eichstätt, Fränkische Alb) durchgeführt wurde. Zu diesem Zweck hatte das Jura-Museum Eichstätt den Steinbruch für einen Zeitraum von 10 Jahren – von 1988 bis 1998 – vom Grundstücksbesitzer FRANZ STARK gepachtet. Ziel der Grabung war es, die bis dahin nur spärlich bekannte Tier- und Pflanzenwelt der oberjurassischen Schamhauptener Kieselkalke zu erforschen. Da sich die Schamhauptener Kieselkalke sowohl lithologisch als auch stratigraphisch von den bekannteren und weiter verbreiteten Solnhofener Plattenkalken unterscheiden, erhoffte man sich neue Erkenntnisse.

Die Grabungsteams des Jura-Museums bargen eine sehr reichhaltige Nano- und Mikrofauna sowie eine Vielzahl eindrucksvoller Makrofossilien (vgl. VIOHL & ZAPP: dieser Band S. 27-78). Doch erst im letzten Jahr der wissenschaftlichen Grabung – im August 1998 – machten die beiden ehrenamtlichen Grabungshelfer KLAUS-DIETER und HANS-JOACHIM WEISS den Sensationsfund. Ursprünglich waren von dem Dinosaurier lediglich der Schädel und die vordersten Halswirbel erkennbar (VIOHL 1999). Die bei der Bergung von der »Schädel«-Platte abgebrochenen Anschlussplatten gaben ihr Geheimnis – ob sie eventuell noch weitere Skelettelemente beinhalten würden – nicht so schnell preis. Auch mehrere Röntgenuntersuchungen mit verschiedenen Verfahren in den folgenden Jahren blieben erfolglos (vgl. TISCHLINGER et al. 2006). Schließlich beauftragte im Jahr 2003 die neue Leiterin des

Abb. 1.

Interpretative Zeichnung des Skelettfossils von *Juravenator starki*.

ca, Calcaneus; **cl**, Claviculae (Schlüsselbeine); **co**, Coracoid;
cv, vertebrae cervicales (Halswirbel); **dv**, vertebrae dorsales (Rückenwirbel); **fe**, Femur; **fi**, Fibula;
ha, Hämalbögen; **hu**, Humerus; **il**, Ilium; **ml**, Metacarpale I,
mlI, Metacarpale II, **mlII**, Metacarpale III; **ra**, Radius;
sc, Scapula; **st**, Abdruck der Schuppenhaut; **ti**, Tibia;
ul, Ulna; **I-IV**, Zehe I bis IV; **V**, Metatarsale V;
zy, Zygapophysen

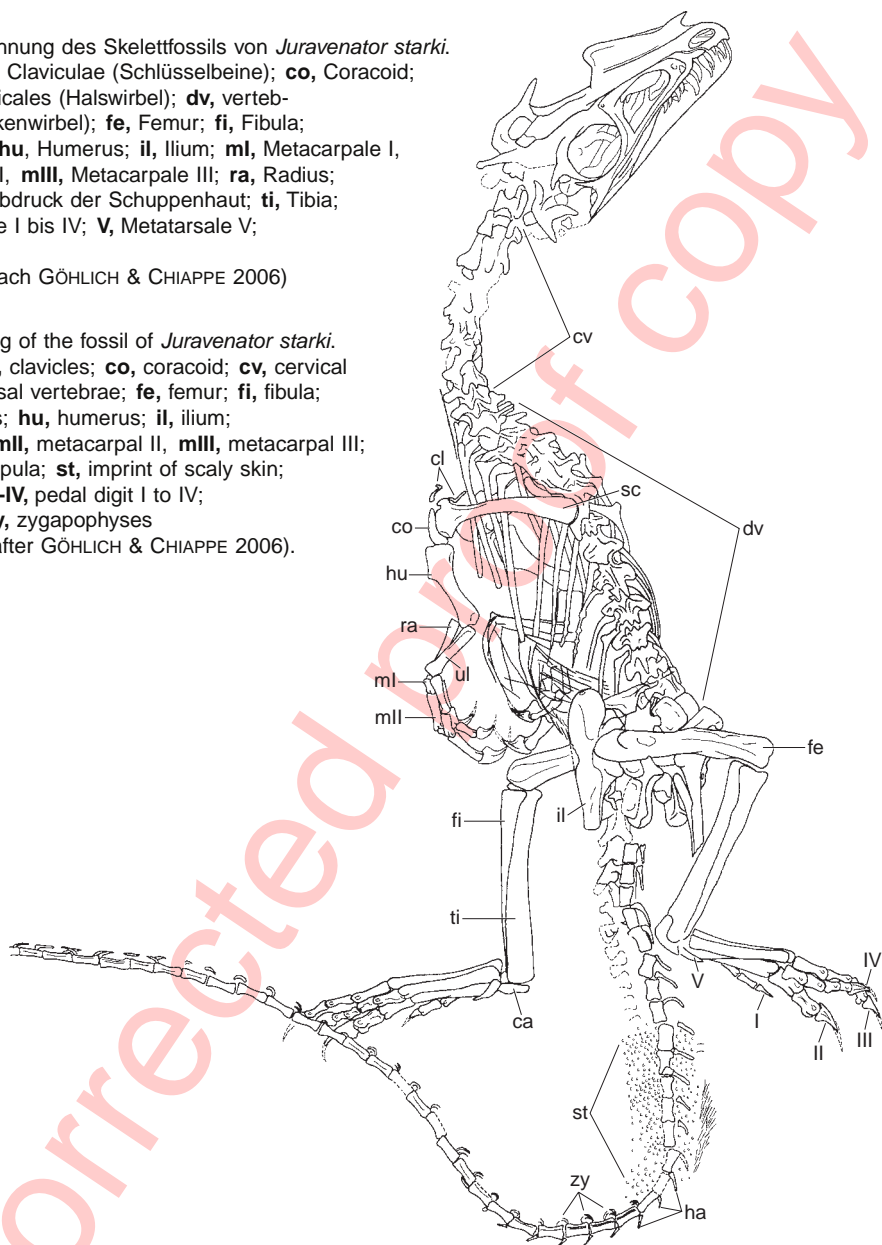
(leicht verändert nach GÖHLICH & CHIAPPE 2006)

Fig. 1.

Interpretative drawing of the fossil of *Juravenator starki*.

ca, calcaneum; **cl**, clavicles; **co**, coracoid; **cv**, cervical vertebrae; **dv**, dorsal vertebrae; **fe**, femur; **fi**, fibula;
ha, haemal arches; **hu**, humerus; **il**, ilium; **ml**, metacarpal I, **mlI**, metacarpal II, **mlII**, metacarpal III;
ra, radius; **sc**, scapula; **st**, imprint of scaly skin; **ti**, tibia;
ul, ulna; **I-IV**, pedal digit I to IV; **V**, metatarsal V; **zy**, zygapophyses

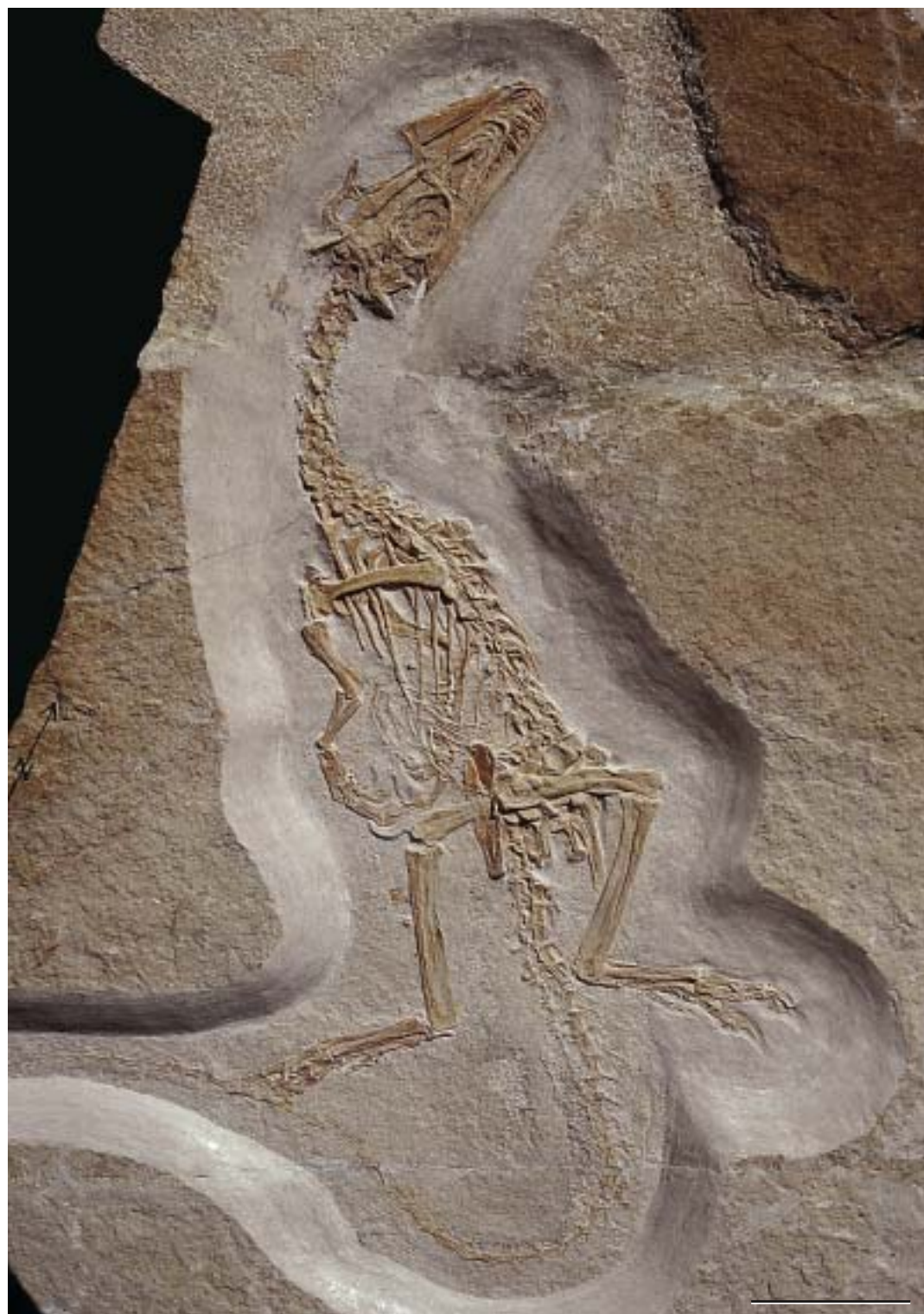
(slightly modified after GÖHLICH & CHIAPPE 2006).

**Tafel 1.**

Der Holotypus von *Juravenator starki* GÖHLICH & CHIAPPE, 2006 aus den Kieselkalken des obersten Kimmeridgiums von Schamhaupten. Jura-Museum Eichstätt (JME Sch 200). Aufnahme unter Normallicht. Maßstab 50 mm. ▶

Plate 1.

Holotype of *Juravenator starki* GÖHLICH & CHIAPPE, 2006 from silicified Late Kimmeridgian limestones of Schamhaupten, Bavaria, Germany. Jura-Museum Eichstätt (JME Sch 200). Specimen photographed under normal light. Scale bar equals 50 mm.





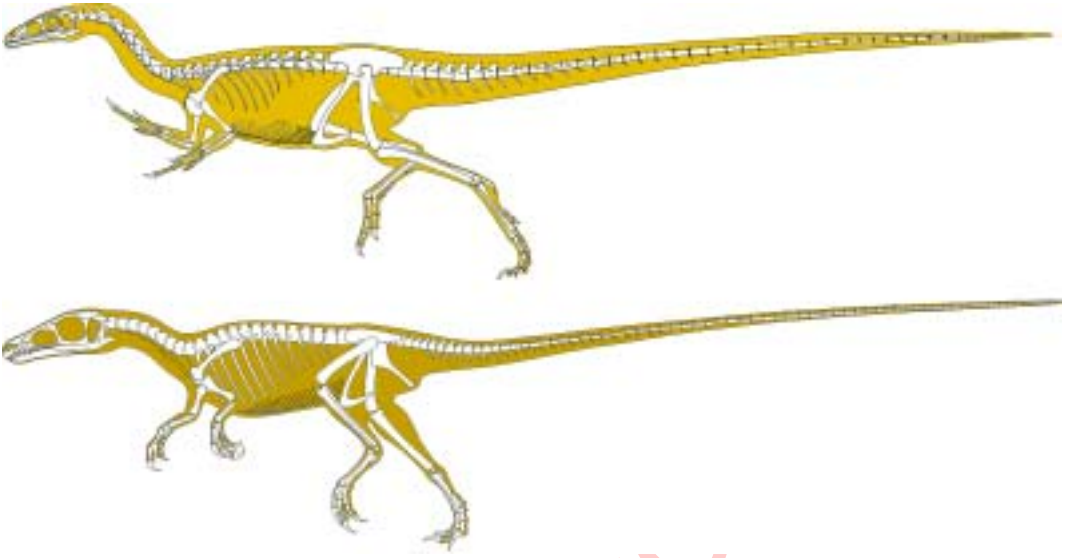


Abb. 2.
Skelettrekonstruktionen von *Compsognathus longipes* (oben) und *Juravenator starki* (unten).

Fig. 2.
Skeletal reconstruction of *Compsognathus longipes* (above) and *Juravenator starki* (bottom).

Jura-Museums, Dr. MARTINA KÖLBL-EBERT, den Museumspräparator PINO VÖLKL mit der weiteren Bearbeitung der Anschlussplatten. Aufgrund der zumeist hochgradigen Verkieselung des Gesteins erfordert die Fossilpräparation von Schamhauptener Fundmaterial in der Regel äußerst zeit- und materialaufwändige Bemühungen. So waren allein für die Schädfreilegung des kleinen Dinosauriers bereits über 100 Arbeitsstunden nötig (VÖLKL 1999). Nach weiteren rund 700 Arbeitsstunden hatte sich PINO VÖLKL durch das überdeckende Gestein zu dem eingebetteten Fossil vorgearbeitet und schließlich die einzelnen Knochen freigelegt. Was kaum jemand zu hoffen gewagt hatte, war Realität geworden: Die Gesteinsplatten enthielten das nahezu vollständige Skelett eines kleinen Raubsaursiers, von dem nur die Schwanzspitze fehlt.

Detailliertere Ausführungen zur Fundgeschichte und Präparation von *Juravenator* finden sich in TISCHLINGER et al. (2006).

3.2 Fundort und Fundschicht

Schamhaupten liegt im Schambachtal im östlichen Teil des Landkreises Eichstätt.

Das 1 km westnordwestlich der Dorfmitte gelegene Steinbruchareal der Familie STARK wurde vor Beginn der wissenschaftlichen Grabungen, die ab 1989 einsetzten, gelegentlich zur Steinentnahme für den Wegebau genutzt. Besonders auffällig ist die starke Verkieselung des Gesteins, die besonders konzentriert in Kiesellinsen und Kiesellagen auftritt. Lamierte, fossilreiche Kieselplattenkalke (Bindstones) und gröbere, zumeist stärker verkieselte detritische Karbonate (Kieselbänder) wechseln

◁ **Tafel 2.**
Juravenator starki, fotografiert unter UV-Licht. Knochen und Weichteile zeigen vorzügliche Lumineszenz. Maßstab 50 mm.

Plate 2.
Juravenator starki, specimen photographed under ultraviolet light. Bones and soft parts show brilliant luminescence. Scale bar equals 50 mm.

sich in dichtem Abstand über das ganze Profil ab, in vielen Fällen sogar innerhalb eines Dünnschliffs (vgl. VIOHL & ZAPP: dieser Band S. 27-78).

Das Steinbruchareal befindet sich im Grenzbereich Kimmeridgium-Tithonium (Weißjura ε – Weißjura ζ1), bei den wissenschaftlichen Grabungen wurden jedoch ausschließlich Schichtenfolgen des obersten Kimmeridgiums aufgeschlossen. Das absolute Alter dieser Schichten soll, dem derzeitigen Kenntnisstand folgend (International Commission of Stratigraphy 2004), rund 150 Millionen Jahre (± 4 Mill. J.) betragen.

Nachdem eine genaue biostratigraphische Gliederung zur Zeit noch nicht möglich ist, schlagen VIOHL & ZAPP (dieser Band S. 27-78) vor, sich vorläufig auf eine lithostratigraphische Gliederung zu beschränken und die »*Subeumela*«- und »*Setatus*«-Zone zu einer »Schamhaupten-Subformation« zu vereinen (detailliertere stratigraphische Angaben: vgl. VIOHL & ZAPP: dieser Band S. 27-78 und ZEISS & VIOHL: dieser Band S. 00-00).

3.3 Systematik und Beschreibung

Dinosauria OWEN, 1842
Theropoda MARSH, 1881
Tetanurae GAUTHIER, 1986
Coelurosauria HUENE, 1914
Compsognathidae MARSH, 1882

***Juravenator starki* GÖHLICH & CHIAPPE, 2006**

Holotypus: annähernd vollständiges, artikuliertes Skelett (Taf. 1 und 2), eingebettet in einer ca. 3,5 cm mächtigen Kieselkalksteinplatte von maximal 87 cm Länge und 71 cm Breite. Jura-Museum Eichstätt, Inventarnummer JME Sch200; ausgestellt in der Schausammlung.

Typlokalität und Fundschicht: Steinbruch der Familie STARK etwa 1 km westnordwestlich der Kirche von Schamhaupten (Landkreis Eichstätt, Südliche Frankenalb, Bayern); stark verkieselte, laminierte Plattenkalke (Kieselkalke) des obersten Kimmeridgiums (Weißjura ε), Painten Formation, Schamhaupten Subformation; »Profilschicht E3«.

Etymologie: Der Gattungsname *Juravenator* bezieht sich auf die Jurazeit, aber auch auf die Jura-Landschaft der Fränkischen Alb sowie auf die Lebensweise des Tieres (*venator* [lat.]: Jäger). Der Artnamen *starki* bezieht sich auf die Familie STARK aus Schamhaupten, in deren Steinbruch das Fossil gefunden wurde.

3.4 Skelettbeschreibung

Von der Schnauze bis zum erhaltenen Schwanzende misst das Skelett ca. 65 cm; allerdings fehlt die abschließende Schwanzspitze, die wohl mit 10-15 cm veranschlagt werden darf (siehe Kap. 3.4.2), so dass die ursprüngliche Gesamtlänge des kleinen Raubdinosauriers mit etwa 75-80 cm rekonstruiert werden kann.

Abb. 1 zeigt eine erläuternde Skelettskizze von *Juravenator starki*, Abb. 2 Skelettrekonstruktionen von *Compsognathus longipes* und *Juravenator starki*. Die Maße der wichtigsten Knochen von *Juravenator starki* sind der Tabelle 1 zu entnehmen.

3.4.1 Schädel

Cranium (Taf. 4): Der Schädel ist im Verhältnis zur Gesamtkörpergröße unproportional groß (ca. 1,5 mal länger als das Femur) und die Schnauzenregion ist vergleichsweise lang. Der Schädel zeigt vorwiegend die rechte Gesichtshälfte; nur entlang des Oberrandes der Schnauze und der Stirn sind das Nasale, das Lacrimale und das Frontale der linken Gesichtshälfte nach oben geklappt und daher ebenfalls sichtbar; im hinteren Schädelbereich sind auch Teile des jeweils linken Postorbitale und Parietale nach oben verschoben und damit von ihrer Innen-(Medial-)seite ansichtig.

Mehrere Schädelöffnungen definieren das Cranium. Die den Schädel optisch dominierende, runde Augenöffnung ist unproportional groß und etwa genauso lang wie das davor liegende länglich-ovale Antorbitalfenster, das etwa $\frac{3}{4}$ der Antorbitalfossa einnimmt; am Vorderende derselben findet sich

ein kleines rundliches Maxillarfenster. Die Ausbildung eines zusätzlichen Promaxillarfensters, das den Vorderrand der Antorbitalfossa durchstößt, ist ungewiss aber möglich; die Schnauzenspitze ist von einer länglich-ovalen Nasenöffnung durchbrochen. Da die Knochen des Schädelhinterendes teils deplaziert, teils beschädigt und unvollständig sind, kann die Form des Hinterhauptes und des Infratemporalfensters nur rekonstruiert werden; letzteres formte wohl eine hohe, abgerundet viereckige Öffnung.

Die Nasenöffnung wird von Prämaxilla und Nasale umschlossen; sie liegt deutlich vor dem Vorderende der Antorbitalfossa.

In der Prämaxilla stecken 3 Zähne; es ist nicht auszuschließen, dass an ihrem Vorderende noch ein weiterer Zahn Platz fand. Der Hauptkörper der Prämaxilla ist länger als hoch und entsendet zwei mittellange, fast parallele Fortsätze nach dorsocaudal, welche die Nasenöffnung unten und vorne umschließen.

Die Maxilla ist größtenteils zu einer Antorbitalfossa eingetieft, dessen vorderer Anteil im Verhältnis zum Antorbitalfenster ziemlich kurz ist. Das Vorderende der Maxilla ist an der Kontaktlinie zu Nasale und Prämaxilla leicht s-förmig geschwungen. Es sind 8 Zähne in der Maxilla erhalten, vermutlich waren es nicht viel mehr. Ein Diastema zwischen Prämaxillar- und Maxillarzähnen ist nicht zu beobachten. Eine einzigartige, anatomische Besonderheit von *Juravenator* ist ein Einschnitt des Maxilla-Unterrandes in seinem vorderen Bereich.

Die Nasalia beider Gesichtshälften liegen als plane lange Knochenplatten übereinander entlang der Schnauzenoberseite; ihre Vorderenden sind in zwei Fortsätze gegabelt mit denen sie die Oberseite der Nasenöffnung umgreifen. Die Nasalia verbreitern sich geringfügig nach rückwärts; die Form der Grenzfläche zu den sich anschließenden Frontalknochen ist nicht genau definiert. Das Nasale hat keinen Anteil an der Begrenzung des Antorbitalfensters.

Das Lacrimale ist invers L-förmig; beide Schenkel sind etwa gleich lang; der horizontale Schenkel läuft nach vorne spitz zu, der vertikale Schenkel ist beidseitig konkav. Im Winkel des Lacrimale ist eine Vertiefung zu beobachten, die als kleines Foramen (Lacrimalfenster) interpretiert wird; ist diese Deutung richtig, unterscheidet sich *Juravenator* hierin von *Compsognathus* und den anderen Compsognathiden. Das Lacrimale stößt in einer horizontalen Linie an das darunter liegende Jugale.

Das Jugale ist niedrig und lang; sowohl seine vordere Begrenzung als auch sein eventueller Anteil am Antorbitalfenster sind ungewiss. Sein Hinterende gabelt sich in einen kurzen rückwärtigen Subtemporalfortsatz und einen langen, spitz zulaufenden Postorbitalfortsatz, der in einem Winkel von ca. 120° abzweigt. Dieser Postorbitalfortsatz überlappt sich in seiner ganzen Länge mit dem Jugalfortsatz des Postorbitale. Innerhalb der Augenöffnung liegen Teile des linken Jugale in Medialansicht.

Das Postorbitale ist T-förmig, wobei der Querbalken des T leicht schräg nach vorn ansteigt und sein Oberrand schwach konkav ausgebildet ist. Der nach unten orientierte Jugalfortsatz ist der längste,

Tafel 3.

Compsognathus longipes WAGNER, 1861. Der Fund stammt wahrscheinlich aus dem Solnhofener Plattenkalk von Jachenhausen. Holotypus, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie München (BSPG AS I 563).

Fig. 1 Das Fossil ist fast vollständig erhalten. Mit Ausnahme des Schädels und der Vorderextremitäten sind die Knochen größtenteils noch im ursprünglichen Skelettverbund. Der Pfeil zeigt auf die Wirbelsäule eines kleinen Reptils im Bauchraum des Dinosauriers. Maßstab 50 mm.

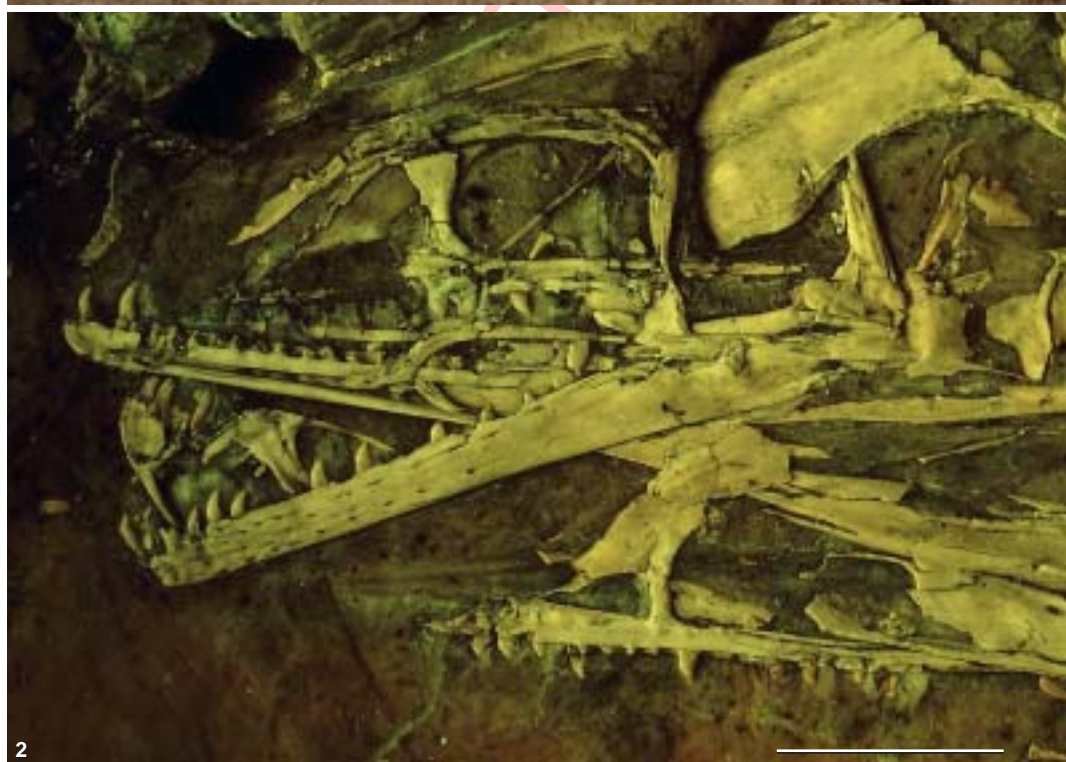
Fig. 2 UV-Aufnahme des Schädels. Maßstab 10 mm.

Plate 3.

Compsognathus longipes WAGNER, 1861, probably from the Solnhofen Lithographic Limestone of Jachenhausen, Bavaria, Germany. Holotype, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie München (BSPG AS I 563).

Fig. 1 Nearly complete and articulated specimen. The arrow points at the tiny skeleton of a small reptile contained within the body cavity of *Compsognathus*. Scale bar equals 50 mm.

Fig. 2 UV-photograph of the skull. Scale bar equals 10 mm.



gefolgt vom etwas kürzeren und nach vorne weisenden Frontalansatz und einem kurzen nach hinten orientierten Squamosalfortsatz. Der Vorderrand von Jugal- und Frontalfortsatz formt eine gleichmäßige konkave Biegung, welche die hintere Begrenzung der Augenöffnung bildet. Der rückwärtige Squamosalfortsatz verzahnt sich mit dem gegabelten, Postorbitalfortsatz des Squamosum. Das Squamosum der rechten Schädelseite findet sich etwas losgelöst vom Schädel an dessen Hinterende; zusätzlich ist dasselbe Element der linken Schädelseite, allerdings nur in Form seines Postorbitalfortsatzes, erhalten und liegt etwas über dem Schädelhinterende. Die beiden oberen Fortsätze des 4-ästigen Elementes kontaktieren das Parietale bzw. das Postorbitale und umgrenzen nach hinten das Supratemporalfenster. Zwei weitere Äste weisen je nach hinten und unten; letzterer überlappt sich an seiner Spitze mit der davor liegenden Spitze des aufsteigenden Astes des Quadratojugale, von dem ansonsten nichts weiter erhalten ist.

Beide Frontale, getrennt durch eine gerade Suture, sind in dorsaler Aufsicht erhalten; ihr Kontakt mit den Nasalia verläuft quer, aber undefiniert. Der Frontal-Parietal-Kontakt ist ebenfalls nicht ganz klar, wird aber als rechtwinkelig zur Intrafrontal-Suture verlaufend interpretiert.

Es sind Reste von beiden Parietalia in dorsaler Ansicht erhalten; sie scheinen leicht konvex gewölbt, zeigen aber keinerlei Spur eines sagittalen Kamms. Der Hinterrand der Parietalia bildet aber einen Nackenkamm (crista nuchalis), der kräftiger wirkt als bei *Compsognathus*.

Ein schlecht erhaltener, länglicher Knochenrest am oberen Hinterende des Schädels wird als Teil des Quadratum interpretiert.

Tabelle 1.
Knochenmaße (in mm) von *Juravenator starki*.

Table 1.
Skeletal measurements (in mm) of *Juravenator starki*.

	links	rechts		links	rechts
Schädel			Hinterextremität		
Schädel Länge		82	Ilium Länge	–	40
Mandibel Länge	–	~77	Femur Länge	–	52
Orbita Länge	–	18,4	Tibia Länge	58,1	58,1
Orbita Höhe		14	Fibula Länge	55,3	56
Antorbital-Fossa Länge		24	Metatarsal I Länge	4,6	4,5
Antorbital-Fossa Höhe		9	Metatarsal II Länge	26,5	–
Antorbital-Fenster Länge	–	~19,5	Metatarsal III Länge	34	32
Supratemporal-Fenster Länge	7,5	–	Metatarsal IV Länge	29,6	29,8
Vorderextremität			Metatarsal V Länge	8	6,8
Coracoid Länge	–	–	Phalanx I-1 Länge	5,8	6
Scapula Länge	42	–	Phalanx II-1 Länge	10,4	11,4
Humerus Länge	27	27,5	Phalanx II-2 Länge	9	8
Ulna Länge	20,5	20,5	Phalanx III-1 Länge	11,9	11,5
Radius Länge	–	–	Phalanx III-2 Länge	8,1	8
Metacarpale I Länge	4,5	–	Phalanx III-3 Länge	7,4	7,7
Metacarpale II Länge	11,5	–	Phalanx IV-1 Länge	7,4	7
Metacarpale III Länge	9	–	Phalanx IV-2 Länge	5,5	6,5
Phalanx I-1 Länge	10,5	–	Phalanx IV-3 Länge	5,3	4,5
Phalanx II-1 Länge	8	–	Phalanx IV-4 Länge	4,2	4
Phalanx II-2 Länge	10	10	Kralle I* Länge	6	3,5
Phalanx III-1 Länge	4	–	Kralle II Länge	10,7	11,5
Phalanx III-2 Länge	4,5	4,5	Kralle III Länge	7,4	6,6
Phalanx III-3 Länge	5,5	–	Kralle IV Länge	7,2	5,8
Kralle I Länge	~12	–		Länge	Höhe
Kralle II Länge	9	10	Caudalwirbel		
Kralle III Länge	5,5	7	Caudalwirbel 2	6,2	3,9
			Caudalwirbel 10	6,1	2,8
			Caudalwirbel 20	7,5	2,7
			Caudalwirbel 30	8,3	2,1
			Caudalwirbel 40	7,6	1,9

Das Antorbitalfenster gibt einen Einblick auf weitere Knochenreste frei, von denen aufgrund des vorne stark konkav eingeschnittenen Vomerfortsatzes nur die beiden Palatina identifiziert werden können. Ein langer dünner Knochen, der das Antorbitalfenster quert, wird als Teil des Pterygoids interpretiert.

Unterkiefer: Die rechte Mandibel ist in Lateralansicht erhalten, ihr zahntragender Oberrand ist aber größtenteils vom Unterrand des Schädels überlagert und ihr Hinterende fehlt. Der Unterkiefer ist niedrig, nimmt nach rückwärts kaum an Höhe zu und weist einen geraden Unterrand auf. Der Dorsalrand des Dentale ist vergleichsweise kurz – weniger als die Hälfte der Schädellänge. Dahinter schließt sich ein rautenförmiges Surangulare und darunter ein sehr niedriges (etwa $\frac{1}{4}$ der Mandibelhöhe messendes) Angulare an. Ein Mandibular-Fenster ist nicht ausgebildet. Einige Unterkieferzähne konnten nur durch die präparatorische Maßnahme einer lokalen Entfernung der äußeren Knochenschicht sichtbar gemacht werden.

Bezahnung (Taf. 5): Der Oberkiefer besitzt 3 Zähne in der Prämaxilla (ein weiterer Zahn am Vorderende ist möglich) und wenigstens 8 weitere (wohl aber nicht viel mehr) in der Maxilla (Taf. 5, Fig. 1). Im Unterkiefer sind nur wenige Zähne tatsächlich sichtbar, dennoch kann von einer Anzahl von nicht mehr als 11 ausgegangen werden. Die Prämaxillar-Zähne sind weniger dolchartig gekrümmt als die Zähne der Maxilla und wohl auch des Unterkiefers. Die Zähne sind seitlich etwas abgeplattet, mit Ausnahme des vordersten erhaltenen Prämaxillar-Zahnes, der im Querschnitt rundlich ist und als »Schneidezahn-artig« (incisiform) bezeichnet werden kann. Der dritte Maxillar-Zahn ist der größte in der Zahnreihe und sitzt unter dem Vorderrand der Antorbitalfossa. Keiner der erhaltenen Zähne weist gekerbte vordere Schneidekanten auf. An den Hinterrändern hingegen können gekerbte Schneidekanten an fast allen Maxillar-Zähnen (Taf. 5, Fig. 2) und zusätzlich am zweiten erhaltenen Prämaxillar-Zahn (Taf. 5, Fig. 3) beobachtet werden. Letzteres ist einzigartig innerhalb der Compsognathiden.

Zusammengefasst ergeben sich die folgenden wesentlichen Unterschiede zur Schädelanatomie von *Compsognathus* (vgl. Taf. 3, Fig. 2): ein proportional zur Antorbitalfossa längeres Antorbitalfenster, eine im Verhältnis zur Gesamtschädellänge größere Augenöffnung, eine gerade Frontale-Parietale-Kontaktsutur (die bei *Compsognathus* s-förmig verläuft), einen im Verhältnis zur Schädellänge kürzeren Unterkiefer-Zahnrand (der bei *Compsognathus* um mehr als die Hälfte länger ist) und mit ca. 11 Unterkiefer-Zähnen eine deutlich geringere Anzahl als bei *Compsognathus* (mit 18-22 Unterkieferzähnen). Zusätzliche, für *Juravenator* einzigartige Merkmale sind ein Prämaxillar-Zahn mit hinterer gekerbter Schneidekante und ein Einschnitt im bezahnten Rand der vorderen Maxilla.

3.4.2 Axial-Skelett

Die Wirbelsäule ist bis auf etwa ihr letztes Drittel vollständig überliefert und fast in ihrer gesamten Länge artikuliert; nur die terminale Schwanzspitze fehlt. Hals- und Dorsalwirbel (Brust- und Lendenwirbel) sind überwiegend in Dorsalansicht erhalten; durch eine Verdrehung des Skeletts in der Beckenregion sind die Kreuzbeinwirbel (Sacralwirbel) disartikuliert und etwas verstreut; die Schwanzwirbel zeigen sich von ihrer rechten Seite. Die Halswirbelsäule besteht aus insgesamt 9-10 Halswirbeln, wobei Atlas und Axis aufgrund schlechter Erhaltung nicht sicher ausgemacht werden können. Wenigstens 13 Dorsalwirbel sind identifizierbar, allesamt mit gut entwickelten Querfortsätzen. Das Aussehen der in Dorsalansicht craniocaudal sehr lang gezogen wirkenden Dornfortsätze sowie des letzten,

Tafel 4.

Gesamtansicht des Schädels von *Juravenator starki*. Maßstäbe 10 mm.

Fig. 1 Aufnahme im Normallicht.

Fig. 2 UV-Aufnahme des Schädels.

Plate 4.

Skull and mandible of *Juravenator starki*. Scale bar equals 10 mm.

Fig. 1 Specimen under normal light.

Fig. 2 Skull and mandible under ultraviolet light.





in Lateralansicht überlieferten Dorsalwirbels spricht dafür, dass die Dornfortsätze fächerartig nach dorsal verbreitet waren, wie es typisch ist für Compsognathiden (PEYER im Druck). Anzahl und Form der Kreuzbeinwirbel sind aufgrund ihrer verstreuten und teils fragmentären Erhaltung unsicher. Sie scheinen aber (noch) nicht zu einem Kreuzbein (Sacrum) verschmolzen gewesen zu sein.

Vom Schwanz sind die vordersten 44 Wirbel erhalten; die Morphologie der letzten Schwanzwirbel lässt aber erkennen, dass diese nicht das tatsächliche Ende bildeten, sondern hier noch einige Wirbel bis zur Endspitze fehlen. Metrische und morphologische Vergleiche mit dem Holotypus von *Sinosauropteryx* (Exempl. NIGP 127586; vgl. CHEN et al. 1998; CURRIE & CHEN 2001), dem einzigen bekannten Compsognathiden mit einem fast vollständigen Schwanz, bestehend aus 64 Wirbeln, legen nahe, dass die 44 bei *Juravenator* erhaltenen Schwanzwirbel wohl nur $\frac{2}{3}$ der Gesamtlänge des Schwanzes ausmachen. Diese Vergleichsuntersuchungen lassen erahnen, dass der Schwanz von *Juravenator* wohl sehr lang war – vielleicht der proportional längste von allen bisher bekannten Theropoden. Es gibt keine Hinweise auf eine Pneumatisierung der Schwanzwirbel. Der sogenannte "transition point", welcher einen Wechsel in der morphologischen Ausbildung der Wirbel erkennen lässt, liegt beim 14. oder 15. Schwanzwirbel. Im Unterschied zu *Compsognathus* bleiben die vordersten 17 Schwanzwirbel in ihrer Länge konstant; ab hier nehmen sie dann bis zum 27. Wirbel an Länge zu und ab dem 36. wieder an Länge ab. Eine außergewöhnliche und offensichtlich für *Juravenator* einzigartige Ausbildung zeigen die Zygapophysen der mittleren Schwanzwirbel (zwischen dem 16. und 35. Wirbel). Die Zygapophysen sind bogenartig über die Gelenke zwischen den Wirbeln gekrümmt.

Die stabförmigen Hämaphysen (Hämalbögen) sind bis zum 32. Schwanzwirbel ausgebildet und werden zur Schwanzspitze hin kürzer.

Rippen: Entlang der Halswirbelsäule finden sich Reste von wenigstens zwei sehr langen und extrem dünnen »haarartigen« Halsrippen (Taf. 6, Fig. 1) – in dieser Ausbildung offensichtlich ein gemeinsames Merkmal aller Compsognathiden (PEYER im Druck). 12 Paar einfache Rippen ohne caudalen Hakenfortsatz (processus uncinatus) liegen großteils noch in Artikulation mit den Wirbeln im Brustkorbbereich und werden nach rückwärts dünner sowie deutlich kürzer.

Weiterhin sind im Bauchraum des Skeletts mindestens 13 »Bauchrippen«-Paare (Gastralia) überliefert. Das erste Paar, bestehend aus beiderseits je einem Einzelement, ist median zu einem kleinen Fortsatz verschmolzen. Alle weiteren Paare bestehen beiderseits aus je zwei Einzelsegmenten, wobei das mediale länger ist; in der Medianen stoßen sie zick-zack-artig versetzt aneinander, wie es für Theropoden typisch ist (CLAESSENS 2004).

◁ Tafel 5.

Bezeichnung von *Juravenator starki*.

- Fig. 1 Schnauzenbereich mit drei Prämaxillar- und acht Maxillarzähnen. Von den Unterkieferzähnen sind nur wenige sichtbar. UV-Aufnahme; Maßstab 5 mm.
- Fig. 2 Die Maxillarzähne sind dolchförmig gekrümmt und weisen an den Hinterrändern gezähnelte Schneidekanten auf. Maßstab 1 mm.
- Fig. 3 Der vorletzte Prämaxillarzahn zeigt ebenfalls einen gezähnelten Hinterrand – ein einzigartiges Merkmal innerhalb der Compsognathiden. Maßstab 1 mm.

Plate 5.

Teeth of *Juravenator starki*.

- Fig. 1 Rostral region with three premaxillary teeth and eight maxillary teeth. Most of the teeth of the lower jaw are not visible. Scale bar equals 5 mm.
- Fig. 2 The maxillary teeth are more recurved than the premaxillary ones and they are posteriorly serrated. Scale bar equals 1 mm.
- Fig. 3 The penultimate premaxillary tooth is also posteriorly serrated. This condition distinguishes this taxon from most other basal coelurosaurs. Scale bar equals 1 mm.

3.4.3 Schultergürtel und Vorderextremität

Beide Schultergürtel und Vorderarme sind vollständig erhalten. Da der zentrale Rumpfbereich auf der rechten Seite liegt, ist die linke Vorderextremität von lateral bzw. caudal ansichtig, während die Knochen des rechten Arms ihre Innenseite zeigen, aber größtenteils von den Knochen des Brustkorbs und des linken Schultergürtels überlagert sind.

Der Vorderarm ist halb so lang wie das Hinterbein (gemessen vom Humerus bzw. Femur bis zur knöchernen Krallenspitze des mittleren Fingers bzw. der mittleren Zehe). Das Längenverhältnis von Hand zu Humerus+Radius ist 0,87 und damit größer als bei *Compsognathus*, wo es 0,74 beträgt (HWANG et al. 2004). *Juravenator* hat also eine proportional längere Hand als *Compsognathus*.

Die Scapula ist lang, sehr schlank (10 mal länger als in der Mitte breit) und leicht nach hinten gebogen. Sie ist etwa 1,5 mal länger als der Humerus, während bei *Compsognathus* die beiden Knochen etwa gleich lang sind. Die Scapula ist hinter dem Gelenkende halsartig verdünnt und verbreitert sich nur sehr schwach nach caudal. Ihr Distalende ist abrupt verbreitert und trägt caudalwärts eine konkave Glenoid-Facette, die ein Wulst umgrenzt. Das Acromion ist vorspringend und markant abgesetzt. Das Coracoid ist teils von der Scapula verdeckt und lässt nur eine deutliche Konkavität auf seiner Medialseite und einen konvexen caudoventralen Rand erkennen.

Beide Claviculae liegen als winzige, geschwungene Stäbchen vor dem Distalende der Scapula.

Der Humerus (Taf. 6, Fig. 2) ist durch einen vergleichsweise kurzen, dreieckigen Deltopectoral-Kamm gekennzeichnet. Proximal- und Distalende des Humerus sind leicht gegeneinander verdreht. Der externe Condylus für die Gelenkung mit der Ulna ist kugelförmig.

Radius und Ulna sind etwa gleich kräftig, gerade und etwa $\frac{1}{3}$ kürzer als der Humerus. Im Unterschied zu *Compsognathus* ist an der Ulna von *Juravenator* kein Olecranon-Fortsatz entwickelt.

Kein einziger Handwurzelknochen ist erhalten. Ihr Fehlen kann mit dem jungen Lebensalter von *Juravenator* erklärt werden, in dem diese Knochen wohl erst knorpelig angelegt waren und daher nicht fossilisiert wurden.

Die Hand von *Juravenator* besitzt 3 krallenbewehrte Finger, wobei Finger I der kürzeste und Finger II der längste ist. Metacarpale II ist der längste der Mittelhandknochen; Metacarpale I misst etwa 40 % der Länge von Metacarpale II, Metacarpale III etwa 75 %. Metacarpale I ist charakterisiert durch seine markant ausgezogene, proximomediale Ecke. Die Finger I, II und III bestehen aus zwei (I), drei (II) und vier (III) Phalangen. Phalanx I-1 ist das größte der Fingerglieder und so lang wie Metacarpale II. Bei den Krallen ist diejenige des 1. Fingers die größte. Alle drei Krallen zeichnen sich dadurch aus, dass ihre Knochenschäfte an der Basis sehr hoch sind, sich aber dann sehr rasch verjüngen. Die vollständigen Krallen, samt Hornscheide, sind vor allem unter UV-Licht sehr gut sichtbar.

3.4.4 Beckengürtel und Hinterextremität

Die Knochen des Beckengürtels sind etwas disartikuliert und teils von Wirbeln oder den Hinterextremitäten bedeckt. Die Disartikulation rührt offensichtlich von einer postmortalen Rotation des Körpers in dieser Region her. Während der Oberkörper noch auf der rechten Körperseite liegt, sind die bestimmbar Beckenknochen und der Schwanz um 180° verdreht auf der linken Seite liegend erhalten. Die beiden Hinterextremitäten sind im Becken gespreizt und von hinten (caudal) bzw. von hinten-seitlich (caudolateral) ansichtig.

Die beiden Ilia liegen knapp nebeneinander; das rechte Ilium ist in Lateralansicht, das linke in Medialansicht erhalten; letzteres ist aber größtenteils von anderen Knochen überlagert. Das Ilium ist lang, gerade und schmal und nimmt nach hinten (caudal) an Höhe ab. Der präacetabuläre Fortsatz ist etwas kürzer aber höher als der postacetabuläre Fortsatz. Letzterer ist an seinem Ventralrand zur »brevis fossa« ausgehöhlt, deren medialer Begrenzungsrand in Seitenansicht konkav verläuft. Das Vorderende des Ilium ist abgerundet aber nicht hakenförmig; das Hinterende endet auf der Lateralseite abrupt eckig, auf der Medialseite verjüngt es sich und endet fast spitz. Das Acetabulum (Hüftpfanne) wird dorsal von einem Acetabular-Kamm begrenzt. Der Pubis-Fortsatz (Pedunkel) ist robust, deutlich größer und etwas länger als der Ischium-Fortsatz. Am Vorderende der Basis des Pubis-Fortsatzes findet sich eine winzige Präacetabular-Fossa (fossa cuppedicus).

Die Interpretation der weiteren Beckenknochen ist aufgrund fragmentärer Erhaltung und Überlagerung durch andere Knochen erschwert. Zwei parallele, längliche Knochenschäfte, die parallel zum Ilium



zwischen rechtem Femur und Unterschenkel liegen, werden als proximale Pubishälften gedeutet. Diese Interpretation begründet sich auf dem Fehlen eines Obturator-Fortsatzes. Die Distalenden der Pubes scheinen abgebrochen; das Proximalende des vermutlich rechten Pubis-Astes ist deutlich verdickt. Unterhalb des Caudalrandes des rechten Femur taucht ein länglicher Knochen auf, der möglicherweise zu einem Ischium gehört.

Das Hinterbein (Femur bis knöcherne Krallenspitze der Zehe III) ist etwa doppelt so lang wie die Vorderextremität.

Beide Femora zeigen sich von Ihrer caudolateralen Seite, aber das Oberende des linken Femur ist unter dem Beckengürtel »begraben«. Das Femur ist leicht konvex nach vorne (cranial) gebogen. Der vom Schaft deutlich abgesetzte Trochanter minor reicht bis knapp unterhalb des Femur-Oberendes. Ein Knochenkamm caudalseits auf Höhe der Basis des Trochanter minor wird als Trochanter tertius gedeutet. Zwischen den beiden distalen Condylen ist – zumindest auf der Caudalseite – keine deutliche Fossa ausgebildet. Eine leistenartige Struktur im unteren Schaft des rechten Femur wird wegen seiner weit distalen Lage nicht als vierter Trochanter interpretiert, sondern als Folge der Zerdrückung des Knochenschaftes gedeutet.

Beide Tibiae und Fibulae zeigen sich von caudal. Die Tibia übertrifft die Länge des Femur um 10 % und ist damit proportional kürzer (bzw. das Femur ist proportional länger) als bei *Compsognathus*, dessen Tibia 20-30 % länger ist als das Femur (OSTROM 1978; MICHARD 1991). Sowohl Tibia als auch Fibula sind gerade. In beiden Extremitäten verdeckt die Fibula einen möglichen Fibula-Kamm auf der Tibiae. Die Fibula ist an ihrem Oberende verdickt und verjüngt sich dann rasch nach distal, reicht aber bis fast zum Distalende der Tibia hinab.

Die proximalen Fußwurzelknochen, in caudaler Ansicht eingebettet, lassen nur wenige Aussagen zu; Astragalus und Calcaneus scheinen nicht miteinander verwachsen zu sein. Der Astragalus wirkt niedrig und ist auch nicht mit der Tibia verwachsen.

Beide Fußskelette sind vollständig erhalten. Der Fuß von *Juravenator* – gemessen vom Metatarsale III zur Krallen der 3. Zehe – ist proportional kürzer als bei *Compsognathus*. Hierauf hat besonders das Metatarsale III Einfluss, das bei *Juravenator* nur etwa halb so lang ist wie die Tibia, während es bei *Compsognathus* mehr als 60 % der Tibialänge ausmacht.

Die fünf Metatarsale sind nicht miteinander verwachsen; Metatarsale III ist das längste, gefolgt von Metatarsale IV und II; Metatarsale V ist leicht nach medial gebogen, läuft spitz nach distal aus und ist kurz – etwa $\frac{1}{2}$ der Länge von Metatarsale III. Im Vergleich ist das Metatarsale V von *Compsognathus*

◁ Tafel 6.

Skelettmorphologische Details und Schwanzbereich von *Juravenator starki* unter Normallicht. Maßstäbe 5 mm.

- Fig. 1 Extrem dünne, Haar-artige Halsrippen entlang der Halswirbelsäule kennzeichnen alle Compsognathiden.
- Fig. 2 Die gestriemte und porige Knochenoberfläche des Oberarmknochens ist neben anderen skelettmorphologischen Indizien ein Hinweis auf ein sehr geringes Todesalter des Dinosauriers.
- Fig. 3 Abdruck einer aassfressenden Meeresassel im Rippenbereich. Mehrere räuberische Asseln besiedelten den Kadaver, während er im Meer trieb.
- Fig. 4 Weichteilerhaltung zwischen dem 8. und 14. Schwanzwirbel: links der Schwanzwirbelsäule die Abdrücke einer beschuppten Haut mit Pusteln, rechts »Stäbchen«-artige Strukturen als Reste des Band-Muskelapparates und von Ligamenten des Schwanzes oder von Kollagenfasern.

Plate 6.

Details of the skeleton and integument of *Juravenator starki* under normal light. Scale bar equals 5 mm.

- Fig. 1 The presence of extremely long, hair-like cervical ribs is synapomorphic of Compsognathidae.
- Fig. 2 The humerus shows strong scarring and pitting of the bone surface demonstrating that the dinosaur was a juvenile.
- Fig. 3 Impression of an isopod – one of several preserved with the skeleton – in the rib cage of *Juravenator*. Being carnivorous scavengers these isopods invaded the carcass after it drifted into the sea.
- Fig. 4 Soft tissue preservation between the 8th and 14th caudal vertebrae. Smooth tubercles are visible to the left of the caudal vertebrae. The soft tissue to the right of the caudal series is formed by longitudinal fibres. These fibres probably represent tendons of the hypaxial musculature, ligaments, or collagen fibres.

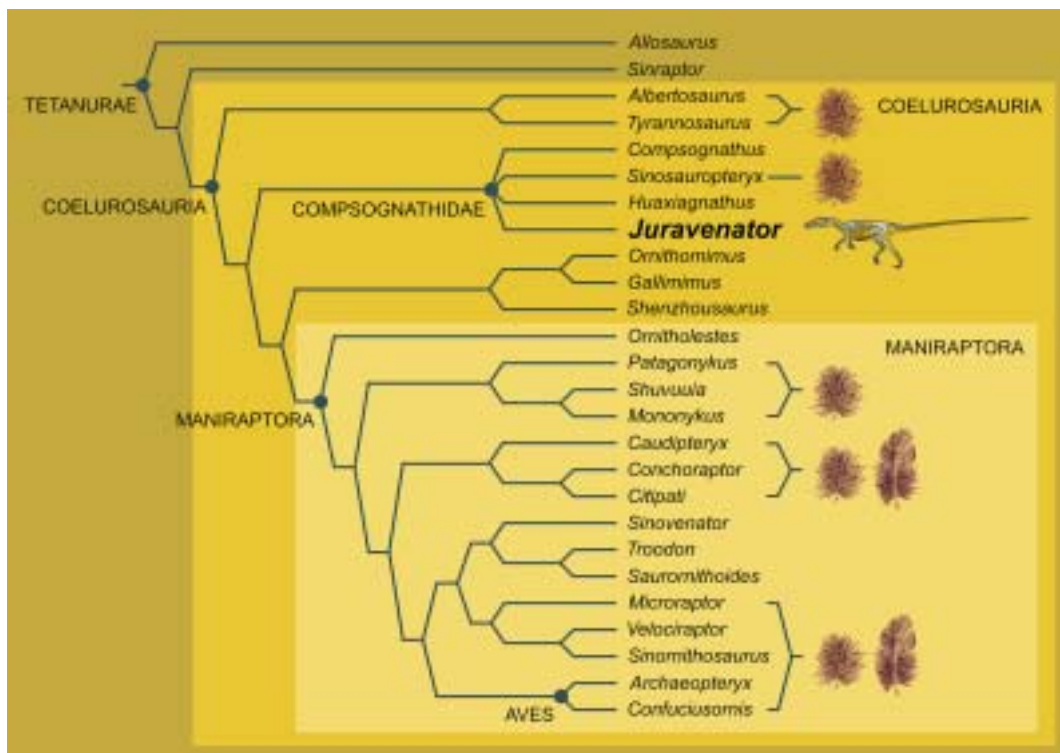


Abb. 3.

Eine kladistische Analyse basierend auf 189 anatomischen Merkmalen von 26 Theropoden-Arten (inklusive *Juravenator*) ergab dieses Kladogramm (strict consensus) (leicht verändert nach GÖHLICH & CHIAPPE 2006). Die Analyse gruppiert *Juravenator* mit den Compsognathiden. Diejenigen Gruppen, von denen Fossilien von »befiederten« Raubdinosauriern mit filamentösen oder daunigen »Protofedern« bzw. Fahnenfedern belegt sind, sind mit entsprechenden Symbolen gekennzeichnet. Diese sind: Tyrannosauroiden (z.B. *Dilong*), Compsognathidae (z.B. *Sinosauropteryx*), Alvarezsauridae (z.B. *Shuvuuia*), Oviraptorosauria (z.B. *Caudipteryx*), Dromaeosauridae (z.B. *Microraptor* und *Sinornithosaurus*) und die Vögel (Aves) (z.B. *Archaeopteryx* und *Confuciusornis*). Detaillierte Informationen zur kladistischen Analyse finden sich bei GÖHLICH & CHIAPPE 2006.

Fig. 3.

A cladistic analysis based on 189 anatomical characters of 26 species of non-avian and avian theropods resulted in this strict consensus cladogram (slightly modified after GÖHLICH & CHIAPPE 2006). *Juravenator* is grouped together with other compsognathids. Taxa containing representatives displaying filamentous feathery structures, plumaceous and/or pennaceous feathers are labeled by corresponding symbols. These "feathered" dinosaurs are: Tyrannosauroides (namely *Dilong*), Compsognathidae (namely *Sinosauropteryx*), Alvarezsauridae (namely *Shuvuuia*), Oviraptorosauria (namely *Caudipteryx*), Dromaeosauridae (namely *Microraptor* and *Sinornithosaurus*) and Aves (namely *Archaeopteryx* and *Confuciusornis*). Additional information on the cladistical analysis is provided by GÖHLICH & CHIAPPE (2006).

länger, nämlich $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$ der Länge von Metatarsale III (OSTROM 1978; MICHARD 1991). Ebenfalls im Unterschied zu *Compsognathus* ist das Metatarsale II bei *Juravenator* deutlich kürzer als das Metatarsale IV. Ein kurzes Metatarsale I gelenkt auf halber Höhe am Schaft des Metatarsale II. Die Zehen I bis IV sind aus nacheinander 2, 3, 4 und 5 Phalangen aufgebaut. Zehe III ist die längste, gefolgt von den Zehen IV, II und I. Die Krallen der Zehe I ist sehr klein; diejenige von Zehe II ist – wie auch bei den meisten Theropoden und Vögeln – größer als die Krallen der Zehen III und IV und besitzt auch einen sehr kräftigen Höcker für die Beugesehne. Die Krallen der Zehe II ist zwar ein Drittel bis ein Halb mal so lang wie die nächst größere, dennoch lassen die korrespondierenden

Phalangen 1 und 2 dieser Zehe II keine der markanten morphologischen Anpassungen erkennen (stark verlängerte Gelenkfläche für das Krallengelenk), wie sie für die extrem zurückklappbare Sichelkralle der Dromaeosauriden (oder auch einiger Troodontiden) notwendig und typisch sind (WEISHAMPEL et al. 2004).

3.5 Systematische Überlegungen

Wie bereits die sichelartig gebogenen und mit Schneidekanten versehenen Zähne auf den ersten Blick erkennen lassen, war *Juravenator* ein Raubdinosaurier (Theropode). Anatomische Skelettvergleiche mit 25 anderen Arten von Raubdinosauriern aus aller Welt und eine computergestützte, kladistische Auswertung (detaillierte Informationen hierzu in GÖHLICH & CHIAPPE 2006) von 189 Skelettmerkmalen zeigen, dass *Juravenator* zu den Coelurosauriern, den Hohlschwanzechsen, gehört (Abb. 3). Hierzu zählen unter anderem auch Dinosaurier-Riesen wie *Tyrannosaurus* und »Zwerge« wie *Microraptor* oder *Compsognathus* (WEISHAMPEL et al. 2004; GÖHLICH & CHIAPPE 2006). Die Analyse ergab weiterhin, dass *Juravenator* die meisten anatomischen Übereinstimmungen mit den Gattungen *Compsognathus*, *Sinosauropteryx* und *Huaxiagnathus* zeigt, die alle zur Familie der Compsognathiden gerechnet werden. Damit sind *Juravenator* und *Compsognathus*, von dem es neben dem Fund aus Bayern (Jachenhausen) noch ein weiteres Exemplar aus Frankreich (Oberjura von Canjuers) gibt, also offensichtlich nahe Verwandte, genauso wie die nur aus der Unterkreide von China bekannten Formen *Sinosauropteryx* und *Huaxiagnathus*. Den Compsognathiden werden noch weitere Gattungen zugeordnet, die aber aufgrund weit unvollständigerer Fossilüberlieferung (z.B. *Mirischia*, *Nqwebasaurus*) bzw. aufgrund derzeitiger wissenschaftlicher Überarbeitung (im Falle von *Scipionyx*) hier nicht weiter diskutiert werden.

Eine nochmals leicht überarbeitete kladistische Analyse ist gerade von LMC und UBG in Bearbeitung.

Die Tatsache der Zugehörigkeit von *Juravenator* zu den Compsognathiden bzw. generell zu den Coelurosauriern wirft u.a. folgende Frage auf: War *Juravenator* gänzlich oder partiell befiedert?

Im Laufe der vergangenen 10 Jahre waren nämlich zahlreiche Dinosaurier-Fossilien, allesamt (mit einer Ausnahme) unterschiedliche Vertreter der Coelurosaurier, vor allem in kreidezeitlichen Schichten Chinas gefunden worden, die eine gänzliche oder partielle Körperbedeckung mit Federn oder sogenannten »Protofedern« – einfachen, filamentösen Strukturen – belegen (NORELL & XU 2005). Diese Fossil-Entdeckungen erschütterten zunächst die Wissenschaft weil sie belegen, dass Federn nicht nur Vögeln vorbehalten sind und waren. Aber immerhin sind in den Reihen der Coelurosaurier auch die Ahnen der Vögel zu suchen, wenn auch relativ weit von *Juravenator* entfernt. In Folge dieser Funde war die moderne Wissenschaft in jüngster Zeit davon ausgegangen, dass sämtliche Vertreter der Coelurosaurier eine Art Befiederung als gemeinsames Merkmal dieser Gruppe zeigen sollten – so auch *Juravenator*.

Tafel 7.

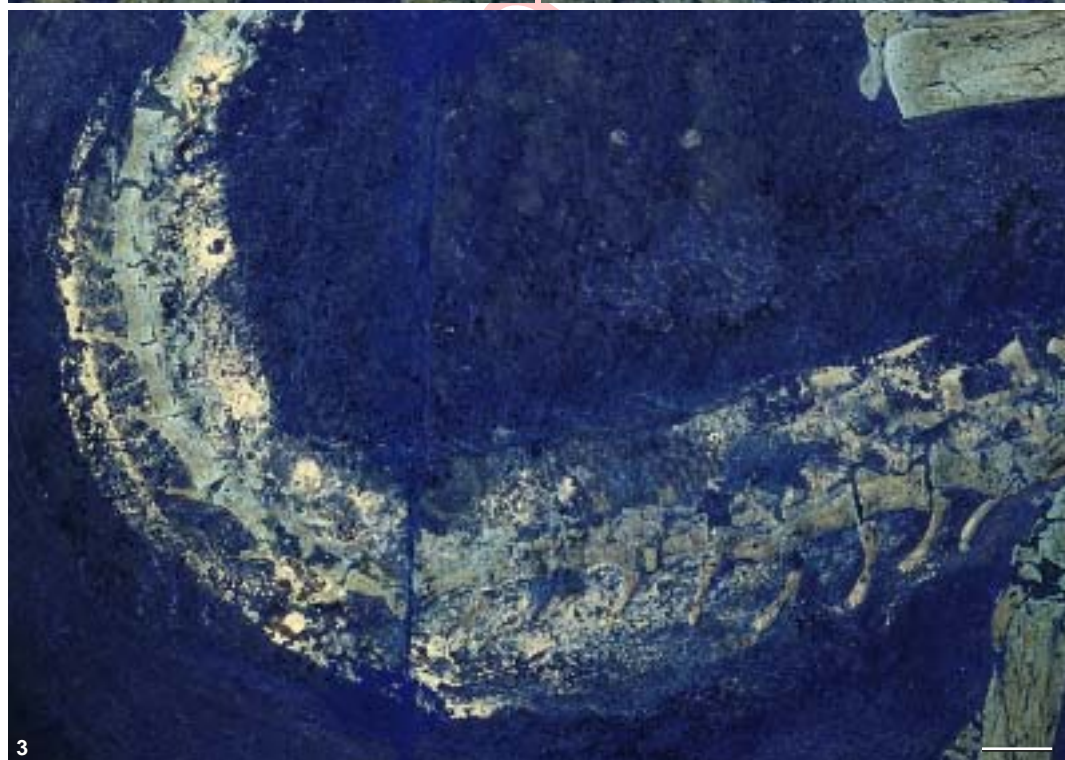
UV-Aufnahmen von Rumpfbereich und Schwanz von *Juravenator starki*. Maßstäbe 5 mm.

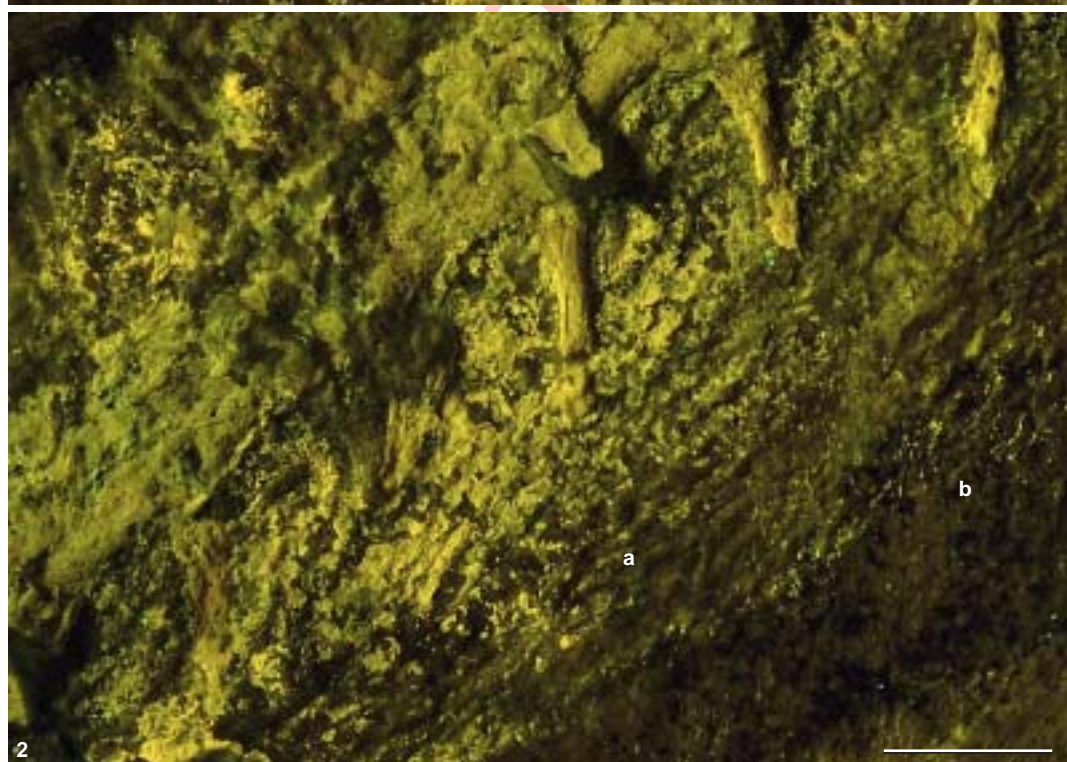
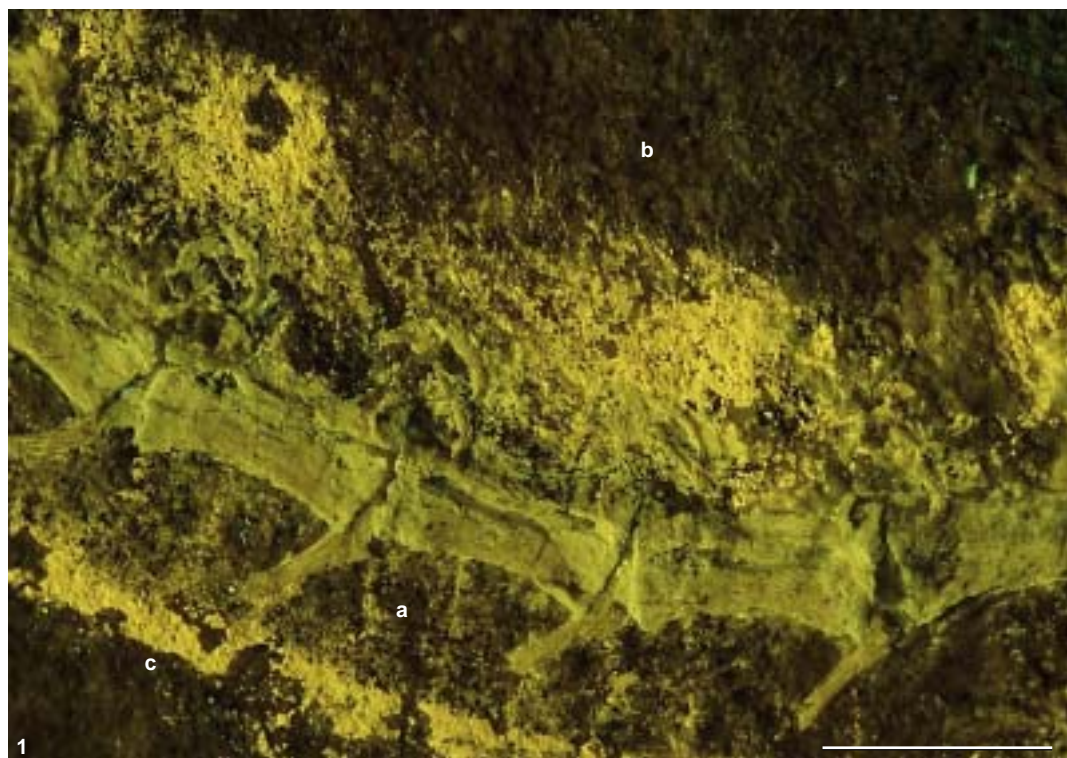
- Fig. 1 Unterarm und Hand mit den krallenbewehrten Fingern. Die Hornscheiden der Fingerkrallen lumineszieren deutlich heller als die benachbarten Knochenpartien.
- Fig. 2 Unter den letzten Dorsalrippen liegt ein rötliches, krustiges Gebilde, das mineralisierte Weichteilreste des Körperinneren repräsentieren dürfte.
- Fig. 3 Hell lumineszierende Weichteilbereiche zeichnen die ursprüngliche Umgrenzung des Schwanzes nach.

Plate 7.

UV-photographs of trunk and tail of *Juravenator starki*. Scale bar equals 5 mm.

- Fig. 1 The hand of *Juravenator* carries three robust and clawed digits. The horny sheets are brightly fluorescent and can be distinguished from the bony part of the claws.
- Fig. 2 A crusty reddish structure is visible beneath the last dorsal ribs. This structure probably represents the remnants of soft parts from the body cavity.
- Fig. 3 The superbly preserved integument in the central portion of the tail defines the original outline of the tail.





Trotz der außergewöhnlich guten Weichteilbefunde an *Juravenator* (siehe unten) konnte diese Annahme anfangs nicht bestätigt werden (vgl. GÖHLICH & CHIAPPE 2006) – es waren zwar neben Eindrücken einer pusteligen Schuppenhaut (im Schwanzbereich) größere Areale der Weichteile des Schwanzes und der Unterschenkel unter UV-Licht sichtbar, jedoch keinerlei federartige Strukturen zu erkennen. Neue, technisch verbesserte UV-Lichtuntersuchungen, ließen jedoch kürzlich neue Indizien keimen, welche auf die Anwesenheit von filamentösen Strukturen im Schwanzbereich deuten, die im folgenden genauer beschrieben werden.

3.6 Weichteilbefunde

Bereits unter normalen Lichtverhältnissen sind Hauteindrücke an verschiedenen Stellen im Schwanzbereich, insbesondere zwischen dem 7. und 14. Schwanzwirbel, sichtbar. Sie zeigen eine mit regelmäßigen, glatten Pusteln versehene Schuppenhaut (Taf. 6, Fig. 4), welche wohl am ehesten mit derjenigen der heutigen Krustenechsen (*Heloderma*) vergleichbar ist. Ein ähnliches Beschuppungsmuster ist auch von vielen anderen »Nicht-Vogel«-Dinosauriern bekannt (CHIAPPE et al. 1998). Auf 25 mm² erhaltener Beschuppung sind etwa 15 Pusteln überliefert. Außerdem sind ventral zu den Hämalbögen des 10. bis 14. Schwanzwirbels und parallel zur Schwanzachse verlaufende »Stäbchen«-artige Strukturen sichtbar, die wir derzeit als fossilisierte Bestandteile des Band-Muskelapparates des Schwanzes oder von Ligamenten deuten. Unter UV-Licht zeigen sich weitere Einzelheiten der Weichteilerhaltung.

3.6.1 Untersuchungen im langwelligen UV-Licht

Während der letzten Jahre brachten Untersuchungen mit Hilfe langwelliger UV-Strahlung Aufsehen erregende Befunde bei Plattenkalk-Wirbeltieren der Südlichen Frankenalb, insbesondere bei Pterosauriern (FREY & TISCHLINGER 2000; TISCHLINGER & FREY 2002) und *Archaeopteryx* (TISCHLINGER 2002, 2005; TISCHLINGER & UNWIN 2004; WELLNHOFFER & TISCHLINGER 2004). Unter langwelligem UV-Licht lassen sich bei Plattenkalk-Fossilien sowohl skelettmorphologische Details wesentlich präziser aufklären, als das im sichtbaren Licht möglich wäre, als auch Weichteilstrukturen lokalisieren und erkennbar machen, die im Normallicht nicht in Erscheinung treten. Dabei können vor allem durch den

◀ Tafel 8.

Juravenator starki: Details der Weichteilüberlieferung im Schwanzbereich unter UV-Licht. Maßstäbe 5 mm.

- Fig. 1 Weichteilerhaltung zwischen dem 17. und 21. Schwanzwirbel: Zwischen den Hämalbögen zeichnet eine regelmäßig auftretende Querstreifung möglicherweise den Verlauf einstiger Schuppenquerreihen bzw. Schwanzsegmente nach (a). Über die dorsale Schwanzbegrenzung hinaus ragen haar- oder borstenartige, in feinen Spitzen auslaufende Fasern von weitgehend gleicher Ausrichtung, bei denen es sich um die Reste einer Körperbedeckung handeln dürfte (b). Ein hell lumineszierender Gewebestreifen verläuft ventral zur Schwanzachse. Er kann als Rest eines ursprünglich mittig verlaufenden Schuppenkiels gedeutet werden (c).
- Fig. 2 Beiderseits der Schwanzwirbel 11-14 ist ebenfalls vorzügliche Weichteilüberlieferung sichtbar. Die »Stäbchen«-artigen Gebilde ventral der Schwanzwirbel liegen teils als Abdrücke vor (vgl. Taf. 6, Fig. 4), teils zeigen sie hell lumineszierende phosphatische Erhaltung (a). Auch an der ventralen Schwanzbegrenzung sind an mehreren Stellen feine Fasergebilde erkennbar (b).

Plate 8.

Integument of *Juravenator starki* in the tail region, photographed under ultraviolet light. Scale bar equals 5 mm.

- Fig. 1 Soft tissue preservation between the 17th and 21st caudal vertebrae. A series of fluorescent transverse lines between the haemal arches may represent the remains of transverse rows of scales (a). Fibres projecting from the dorsal outline of the tail (b) could correspond to integumentary coverings similar to those in a variety of other coelurosaurs. A brightly fluorescent stripe of integument (c) may correspond to a scaly ventral keel.
- Fig. 2 Soft tissue is also preserved between the 11th and 14th caudal vertebrae. The longitudinal structures ventral to the haemal arches are partly preserved as impressions (cf. Plate 6, Fig. 4); in some parts they are covered by phosphatized tissue (a). Other fibres are visible along the ventral outline of the tail (b).

Einsatz sehr leuchtstarker Ultraviolettstrahler in Verbindung mit verfeinerter Filterungstechnik selektiv einzelne Feinstrukturen sichtbar gemacht werden, die durch andere Methoden nicht darstellbar sind (für detaillierte Ausführungen zu UV-Untersuchungstechniken vgl. TISCHLINGER 2002, 2005).

Während Fundmaterial aus den Solnhofener und Mörnsheimer Schichten zumeist sehr gute Lumineszenzeigenschaften aufweist, zeigen die meisten Fossilien aus Schamhaupten eine deutlich schwächere Fluoreszenz und erfordern höhere UV-Beleuchtungsintensität sowie ausgefeiltere Filterungstechniken.

Bei den präparationsbegleitenden UV-Kontrollen des kleinen Dinosauriers und den UV-Untersuchungen und -Bildokumentationen des vollständig freigelegten *Juravenator* erfolgte die Belichtung durch vier bis sechs 8-Watt-Ultraviolettstrahler hoher Leuchtdichte (N-16-Handlampen; Wellenlänge 366 Nanometer). Sie gewährleisteten aus 30 cm Strahlabstand eine Leuchtdichte von mehr als 2000 Microwatt/cm². Um die Detailerkennung zu optimieren, wurde bei den jüngsten UV-Untersuchungen (ab Frühjahr 2006) zusätzlich ein äußerst leistungsstarker 35-Watt-UV-Spotstrahler eingesetzt (Leuchtdichte 50000 Microwatt/cm² bei 30 cm Strahlabstand), der insbesondere bei Stereomikroskop-Untersuchungen die Knochen- und Weichteildetails sehr deutlich hervortreten ließ. Für die Fotodokumentationen, die eine gleichmäßige Objektausleuchtung erforderten, fand ein eigens in den Spotstrahler eingebauter Reflektor mit einem flacheren Abstrahlwinkel bei einer Leuchtdichte von 8000 Microwatt/cm² Anwendung.

3.6.2 Weichteilnachweise unter UV-Licht

Die langen Hornscheiden der Fingerkrallen sind unter UV-Licht besonders deutlich zu erkennen (Taf. 7, Fig. 1). Sie weisen eine hellere Fluoreszenz auf als die benachbarte Knochensubstanz.

In der Rumpfregeion liegt unter der dritt- und zweitletzten Dorsalrippe ein im UV-Licht sich auffällig rötlich abzeichnendes, krustiges Gebilde von etwa 10 mm Durchmesser (Taf. 7, Fig. 2). Bereits während der präparationsbegleitenden UV-Untersuchungen zeichneten sich nach und nach die Umrisse und schließlich die ersten freipräparierten Areale dieser Struktur deutlich ab, weshalb der ganze Bereich besonders sorgfältig freigelegt wurde. Nachdem also ein Präparationsartefakt definitiv ausgeschlossen werden kann und ähnliche Strukturen an keiner anderen Stelle des Fossils vorhanden sind, liegt die Vermutung nahe, dass mineralisierte Weichteilrelikte des Körperinneren wie Mageninhalt, Leber etc. vorliegen könnten. Eine genauere Ansprache ist jedoch bisher nicht möglich.

Unter UV stark fluoreszierende Weichteilreste von Muskeln und Gewebe sind in der Beckenregion und entlang der Unterschenkel überliefert (Taf. 2). Die im Normallicht sichtbaren Weichteilareale der Schwanzregion zeigen unter UV-Licht brillante Lumineszenz. Darüber hinaus wird unter UV deutlich, dass der gesamte Schwanzabschnitt zwischen dem 5. und 24. Schwanzwirbel in weitgehend vollständiger und exquisiter Weichteilüberlieferung vorliegt (Taf. 7, Fig. 3). Die Weichteilareale geben detailliert die ursprünglichen Umrisse des Schwanzes wieder. Erhalten sind sowohl Schuppen- als auch Gewebereste, die aufgrund ihrer phosphatischen Erhaltung sehr stark fluoreszieren. Zwischen den Hämbbögen des 17. und 21. Schwanzwirbels sind senkrecht zur Schwanzachse verlaufend und in regelmäßigen Abständen von 3 mm hellleuchtende Streifen erhalten (Taf. 7, Fig. 3; Taf. 8, Fig. 1a). Möglicherweise handelt es sich dabei um die Reste von Bindegewebe, die den Verlauf einstiger Schuppenquerreihen bzw. Schwanzsegmente wiedergeben.

Entlang der Begrenzung des durch Weichteilreste nachgezeichneten Schwanzes sind unter UV stellenweise haar- oder borstenähnliche Gebilde sichtbar (Taf. 8, Fig. 1b). Diese Fasern sind zwischen 1,5 mm und 3 mm lang, laufen in feinen Spitzen aus, liegen zueinander weitgehend parallel und sind nach caudal gerichtet in einem Winkel von etwa 45° zur Schwanzachse. An mehreren Stellen ist eindeutig erkennbar, dass sie über die Schwanzbegrenzung hinausragen. Es dürfte sich daher um keine internen Integumentstrukturen handeln, sondern um die Reste einer Körperbedeckung, ähnlich wie sie bereits von anderen Coelurosauriern (wie z.B. *Sinosauropteryx*) bekannt ist. Besonders deutlich sind diese Fasern dorsal der Schwanzwirbel 18-20 überliefert, in etwas schlechterer Erhaltung ventral der Schwanzwirbel 11-14 (Taf. 8, Fig. 2b). sowie in Relikten an einigen anderen Stellen im Schwanzbereich. Einige der bereits im Normallicht sichtbaren »Stäbchen«-artigen Gebilde (vgl. Taf. 6, Fig. 4) liegen als Abdrücke vor, andere weisen phosphatisch erhaltene Gewebereste auf und lumineszieren (Taf. 8, Fig. 2b).

Eine weitere auffällige Weichteilstruktur zeichnet sich in der Schwanzbiegung zwischen dem 14. und 23. Schwanzwirbel ab: Ventral zu den Hämälbögen und in einem Abstand von zumeist 12 mm zur Schwanzachse verläuft ein hell lumineszierender Gewebestreifen von 2 mm Breite (Taf. 7, Fig. 3; Taf. 8, Fig. 1c). Falls diese Struktur den Rest einer gekielten, ursprünglich mittig verlaufenden Schuppenreihe darstellt, wäre dies ein Hinweis auf einen möglicherweise lateral komprimierten Schwanz, ähnlich wie bei einigen heutigen, in Wassernähe lebenden Leguanen, Agamen und Waranen.

3.7 Lebensraum, Alter, Tod und Einbettung

Paläogeographische und paläobotanische Befunde sprechen dafür, dass *Juravenator* auf einer dem Ablagerungsraum der Schamhauptener Kieselplattenkalke nahen Insel mit gut ausgebildeter Vegetation lebte. So sind z.B. Zweige von Koniferen und Samenfarne neben teils mehrere Meter langen Treibholzresten, die auf größere Baumbestände schließen lassen, im Fundinventar vertreten (vgl. VIOHL & ZAPP, dieser Band S. 27-78). Diese vegetationsreichen Areale könnten ein Lebensraum von *Juravenator* gewesen sein. Das im Bauchraum des nahe verwandten *Compsognathus longipes* überlieferte Echsenskelett gibt auch einen Hinweis auf das Beutespektrum von *Juravenator*: Kleine landbewohnende Reptilien wie Brückenechsen, die aus Schamhaupten bekannt sind (vgl. RENESTO & VIOHL 1997) sowie Eidechsen und kleine Landkrokodile (Atoposauriden) dürften ebenso dazu gehört haben wie Jungtiere von Meeres-Schildkröten, unvorsichtige Flugsaurier sowie Urvögel. Falls *Juravenator* einen seitlich abgeflachten, gekielten und zum Schwimmen vorteilhaft einsetzbaren Schwanz hatte, wie der Weichteilbefund vermuten lässt, könnten auch Wasserläufe und die Tidalzone zu seinen bevorzugten Jagdrevieren gezählt haben, wodurch das mögliche Nahrungsangebot erheblich erweitert worden wäre.

Mehrere Indizien sprechen für ein sehr junges Alter von *Juravenator*. Der vergleichsweise große Schädel mit den unproportional großen Augenöffnungen entspricht einem klassischen Kindchenschema. Darüber hinaus unterstützen auch unverwachsene Knochenfugen zwischen Wirbelbögen und -körpern im mittleren Schwanzwirbelbereich sowie eine gestriemte und porige Knochenoberfläche (Taf. 6, Fig. 2) vor allem an den Langknochen diese Annahme. Auch die Tatsache, dass keine Mittelhandknochen im sonst vollständigen Armskelett überliefert sind, lässt nur die Erklärung zu, dass diese Knochen erst knorpelig angelegt, aber noch nicht verknöchert waren – einen weiteren Hinweis auf sein sehr junges Todesalter. Wie alt dieses *Juravenator*-Exemplar tatsächlich war, ist schwer einzuschätzen. Das wahrscheinlichste Altersspektrum dürfte zwischen wenigen Wochen und mehreren Monaten gelegen haben.

In Folge seines sehr jungen Lebensalters war das *Juravenator*-Exemplar mit seinen geschätzten 75-80 cm Gesamtlänge selbstverständlich noch nicht ausgewachsen. Über seine Endgröße kann nur spekuliert werden. Vergleiche mit den größten Skeletten seiner nächsten bekannten Verwandten, nämlich einem *Compsognathus*-Exemplar aus dem Oberjura von Frankreich (PEYER im Druck; MICHARD 1991; BIDAR et al. 1972), einem der *Sinosauropteryx* Exemplare aus der Unterkreide von China (CURRIE & CHEN 2001) und dem ebenfalls unterkreidezeitlichen *Huaxiagnathus* (HWANG et al. 2004) lassen vermuten, dass das ausgewachsene *Juravenator*-Exemplare möglicherweise eine Gesamtkörperlänge von etwa 1,5 Meter erreicht haben könnten.

Auch die Todesursache des Raubsauriers bleibt ungeklärt. Offensichtlich war er aber kein Opfer eines anderen Raubtieres, sonst wäre sein Skelett nicht so vollständig und unversehrt überliefert. Aus demselben Grund kann auch ausgeschlossen werden, dass sich nach seinem Tod größere Aasfresser an ihm zu schaffen gemacht haben. Zwar sind in der Beckenregion einige Skelettbereiche leicht disloziert, doch diese Tatsache lässt sich wohl auch durch taphonomische Vorgänge (z.B. Torsion des Skeletts aufgrund der starken Kompaktion des Gesteins, vgl. VIOHL & ZAPP, dieser Band, S. 27-78) erklären. Die außergewöhnlich gute und unversehrte Erhaltung des gesamten Skeletts sowie der Weichteile legt nahe, dass das Tier entweder unmittelbar nach seinem Tod in die Meereslagune geschwemmt wurde oder vielleicht sogar darin ertrank (VIOHL 1999). Der Kadaver sank nach relativ kurzer Driftzeit – wobei er von einigen im Bauchbereich fossil erhaltenen aasfressenden Meeresasseln besiedelt wurde (Taf. 6, Fig. 3) – auf den Grund des Meeresbeckens ab und wurde dort in einer lebensfeindlichen und von Aasfressern weitgehend freien Bodenzone eingebettet. Für die Erhaltung feinsten Weichteilstrukturen zeigen sich vermutlich Mikrobenfilme verantwortlich, die

den Kadaver sehr schnell einhüllten, ihn damit weiterem bakteriellem Abbau entzogen und wahrscheinlich relativ schnell eine bakterielle Biomineralisation der Weichteile einleiteten (DAVIS & BRIGGS 1995). Dabei kam es zur detailgetreuen Umwandlung bzw. Nachzeichnung der Gewebemerkmale durch neugebildete Minerale. Bakterienmatten überwuchsen und versiegelten den Kadaver (vgl. VIOHL & ZAPP, dieser Band, S. 27-78). Dadurch blieb er artikuliert erhalten, bevor er durch detritische Karbonatlagen überdeckt wurde.

4. Danksagung

Wir danken Frau Dr. M. KÖBL-EBERT (Jura-Museum Eichstätt) für Ihre allgemeine Unterstützung dieses Projektes und für die Überlassung des Fossils zu Bearbeitung. Dr. G. VIOHL (Eichstätt), der die Grabung in Schamhaupten initiierte und leitete sowie den Findern des Fossils, K.-D. und H.-J. WEISS (Kelkheim), ist die Entdeckung von *Juravenator* zu verdanken. P. VÖLKL (Jura-Museum Eichstätt) führte die schwierigen und äußerst zeitaufwändigen Präparationsarbeiten durch. Einige der Fotografien unter Normallicht (Taf. 4 oben; Taf. 5 unten; Taf. 6) wurden dankenswerterweise von G. JANSSEN (Universität München, Sektion Paläontologie) erstellt. Graphische Darstellungen (Abb. 2 und 3) wurden von Frau S. ABRAMOWICZ (Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles) angefertigt. Wir danken Dr. P. WELLNHOFER und Dr. G. VIOHL für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Dr. P. WELLNHOFER, Dr. W. WERNER, (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie München), Prof. Dr. R. LEINFELDER (damals Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie München) haben diese Projekt organisatorisch und logistisch unterstützt. Für die freundliche Betreuung bei Vergleichsstudien danken wir Dr. D. GOUJET (Muséum National d'Histoire Naturelle Paris), PD Dr. E. FREY (Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe), Dr. C. DAL SASSO (Museo Civico di Storia Naturale, Mailand). Für hilfreiche Informationen, fruchtbare Diskussionen und anderweitige Unterstützung danken wir Dr. S. HWANG (American Museum of Natural History, New York), Dr. O. RAUHUT (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie München), Dr. M. RÖPER (Bürgermeister-Müller-Museum, Solnhofen) und Dr. M. MOSER (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart). LMC und UBG danken der Alexander-von-Humboldt-Stiftung für die finanzielle Unterstützung dieses Projektes in Form des Friedrich-Wilhelm-Bessel-Forschungspreises an LMC und für eine Druckkostenbeihilfe. Weitere finanzielle Förderung für Forschungs- oder Tagungsreisen leisteten die Jurassic Foundation (UBG), European Commission's Research Infrastructure Action-SYNTHESIS Program (UBG), Antorchas Foundation (LMC), Deutsche Forschungsgemeinschaft (UBG), Münchener Universitätsgesellschaft (UBG). UBG wurde durch ein Habilitationsspandium im Hochschulwissenschaftsprogramm (HWP) der Ludwig-Maximilians-Universität München gefördert.

5. Literatur

- BIDAR, A., DEMAY, L. & THOMEL, G. (1972): *Compsognathus corallestris*, nouvelle espèce de dinosaurien théropode du Portlandien de Canjuers (Sud-Est de la France). – Ann. Mus. d'Hist. Natur., Nice, **1**(1): 3-34.
- CHEN, P.-J., DONG, Z.-M. & ZHEN, S.-N. (1998): An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. – Nature, **391**: 147-152.
- CHIAPPE, L.M., CORIA, R. A., DINGUS, L., JACKSON, F., CHINSAMY, A. & FOX, M. (1998): Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. – Nature, **396**: 258-261.
- CLAESSENS, L. (2004): Dinosaur gastralia: Origin, morphology, and function. – J. Vert. Paleont., **24**(1): 89-106.
- CURRIE, P. J. & CHEN, P.-J. (2001): Anatomy of *Sinosauropteryx prima* from Liaoning, northeastern China. – Canadian J. Earth Sci., **38**: 1705-1727.
- DAVIS, P. G. & BRIGGS, D. E. (1995): Fossilization of feathers. – Geology **23**(9): 783-786.
- EVANS, S. E. (1994): The Solnhofen (Jurassic: Tithonian) lizard genus *Bavarisaurus*: New skull material and reinterpretation. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **192**(1): 37-52.
- FREY, E. & TISCHLINGER, H. (2000): Weichteil Anatomie der Flugsaurierfüße und Bau der Scheitelkämme: Neue Pterosaurierfunde aus den Solnhofener Schichten (Bayern) und der Crato-Formation (Brasilien). – Archaeopteryx, **18**: 1-16.
- GÖHLICH, U. B. & CHIAPPE, L. M. (2006): A new carnivorous dinosaur from the Late Jurassic Solnhofen archipelago. – Nature, **440**: 329-332.
- HWANG, S. H., NORELL, M. A., QIANG, J. & KEQIN, G. A. (2004): Large compsognathid from the Early Cretaceous Yixian Formation of China. – J. System. Paleont., **2**(1): 13-30.
- INTERNATIONAL STRATIGRAPHIC COMMISSION (2005): International stratigraphic chart. – <http://www.stratigraphy.org/cheu.pdf>.
- MÄUSER, M. (1983): Neue Gedanken über *Compsognathus longipes* WAGNER und dessen Fundort. – Weltenburger Akademie, Erwin-Ruthe-Festschrift: 157-162, Kelheim/Weltenburg.
- MICHARD, J.-G. (1991): Description du *Compsognathus* (Saurischia, Theropoda) de Canjuers (Jurassique Supérieur du Sud-Est de la France): Position phylogénétique, relation avec Archaeopteryx et implications sur l'origine Théropodienne des oiseaux. – unpublished Ph.D. thesis, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 328 pp.

- NORELL, M. A. & XU, X. (2005): Feathered Dinosaurs. – Annual Review of Earth and Planetary Sciences, **33**: 277-299.
- OSTROM, J. H. (1978): The osteology of *Compsognathus longipes* WAGNER. – Zitteliana, **4**: 73-118.
- PEYER, K. (im Druck): A reconsideration of *Compsognathus* from the Upper Tithonian of Canjuers, southeastern France. – J. Vert. Paleont.
- RENESTO, S. & VIOHL, G. (1997): A spheodontid (Reptilia, Diapsida) from the Late Kimmeridgian of Schamhaupten (Southern Franconian Alb, Bavaria, Germany). – Archaeopteryx, **15**: 27-46.
- TISCHLINGER, H. (2002): Der Eichstätter *Archaeopteryx* im langwelligen UV-Licht. – Archaeopteryx, **20**: 21-38.
- (2005): Neue Informationen zum Berliner Exemplar von *Archaeopteryx lithographica* H. v. MEYER 1861. – Archaeopteryx, **23**: 33-50.
- TISCHLINGER, H., GÖHLICH, U. B. & CHIAPPE L. M. (2006): Borsti, der Dinosaurier aus dem Schambachtal: Erfolgsstory mit Hindernissen! – Fossilien, **23** (5): 278-287.
- TISCHLINGER, H. & UNWIN, D. (2004): UV-Untersuchungen des Berliner Exemplars von *Archaeopteryx lithographica* H. v. MEYER 1861 und der isolierten *Archaeopteryx*-Feder. – Archaeopteryx, **22**: 17-50.
- VIOHL, G. (1999): Fund eines neuen kleinen Theropoden. – Archaeopteryx, **17**: 15-19.
- VIOHL, G. & ZAPP, M. (2005): Schamhaupten, an outstanding fossil-lagerstätte in a silicified plattenkalk (Kimmeridgian-Tithonian Boundary, Southern Franconian Alb, Bavaria). – Zitteliana, (B) **26**: 27.
- (2006): Die Fossil-Lagerstätte Schamhaupten (oberstes Kimmeridgium, Südliche Frankenalb, Bayern). – Archaeopteryx, **24**: 27-78
- VÖLKL, P. (1999): Sensationeller Saurierfund. – Der Präparator, **45** (4): 145-150.
- WAGNER, A. (1861): Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiefers. Zweite Abtlg.: Schildkröten und Saurier, V., *Compsognathus longipes* WAGNER. – Abh. Bayer, Akad. Wiss., **9**: 30-38.
- WEISHAMPEL, D. B., DODSON, P., & OSMÓLSKA H. (2004): The Dinosauria (2nd ed.); Berkeley (University of California Press). 861 pp.
- WELLNHOFFER, P. (1996): Specimina historica. *Compsognathus longipes* WAGNER 1859 (Inv. Nr. AS I 563). – Jahresber. 1995 und Mitteilungen, **24**: 21-39; Freunde der Bayer. Staatssammlung f. Paläont. u. hist. Geol. München e.V.
- WELLNHOFFER, P. & TISCHLINGER, H. (2004): Das »Brustbein« von *Archaeopteryx bavarica* WELLNHOFFER 1993 – eine Revision. – Archaeopteryx, **22**: 3-15.
- ZEISS, A. & VIOHL, G. (2006): xxx Archaeopteryx, **24**: xxx

ZEISS & VIOHL kommt in diesem Band
nicht vor.

Anschriften der Verfasser:

Dr. URSULA B. GÖHLICH, Department für Geo- und Umweltwissenschaften der Ludwig-Maximilians-Universität, Sektion Paläontologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München;
E-Mail: u.goehlich@lrz.uni-muenchen.de

HELMUT TISCHLINGER, Tannenweg 16, D-85134 Stammham; E-Mail: htischlinger@online.de

Dr. LUIS M. CHIAPPE, The Dinosaur Institute, Natural History Museum of Los Angeles County, 900 Exposition Boulevard, Los Angeles, CA 90007, USA; E-Mail: chiappe@nhm.org